

Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees.

(Fortpflanzungszyklus, Geschlechtssonderung und
Geschlechtsverhältniss.)

Von

Valentin Häcker

Technische Hochschule, Stuttgart.

(Mit 6 Figuren im Text.)

Bei Gelegenheit von Untersuchungen, welche sich auf die Vorgänge bei der geschlechtlichen Differenzirung der Copepoden bezogen, und über deren Ergebnisse an anderer Stelle ausführlich berichtet werden soll, hatte ich Veranlassung, das von mir seit 11 Jahren gesammelte Plankton-Material des im südlichen Schwarzwald gelegenen Titisees genauer durchzusehen und mich dabei speziell über die Fortpflanzungsgeschichte der limnetischen Copepoden zu orientiren. Dabei stellten sich verschiedene Dinge heraus, welche mir von allgemeinerem Interesse zu sein scheinen, und deren kurzgefasste Zusammenstellung sich lohnen dürfte.

Es soll hier gleich vorausgeschickt werden, dass das betreffende Material ursprünglich nicht in der bestimmten Absicht gesammelt war, den Fortpflanzungszyklus der Titisee-Copepoden zusammenzustellen. Es besteht vielmehr theils aus solchen Proben, welche wir gelegentlich der zu Unterrichtszwecken unternommenen zoologischen Exkursionen mitgenommen hatten, theils aus solchen, welche für spezielle histologische Zwecke, für die Untersuchung und Demonstration der Eibildungs- und Befruchtungsvorgänge mit den hierbei üblichen Fixierungsmitteln (FLEMMING'scher, HERMANN'scher, v. RATH'scher Flüssigkeit, Sublimatgemischen) konservirt worden waren. Da

nun die Erfahrung gezeigt hatte, dass das unseren besonderen Zwecken dienliche Material bei trübem Wetter schon dicht an der Oberfläche, bei Sonnenschein bereits in einer Tiefe von 1—2 m gesammelt werden konnte, so haben wir mit wenigen Ausnahmen darauf verzichtet, in grösseren Tiefen zu fischen.

Es mag dies auf den ersten Anblick als ein Mangel von störender, die Resultate beeinflussender Wirkung erscheinen. Glücklicherweise liegen aber in dem untersuchten Seebecken die Verhältnisse so, dass die durch die befolgte Sammelmethode bedingten Lücken jedenfalls keine sehr erheblichen sind.

In ähnlicher Weise, wie dies bei den von den Plöner und Kieler Planktonforschern untersuchten norddeutschen Seen der Fall ist, ist nämlich das Wasser der Schwarzwaldseen ungemein reich an gelösten organischen Substanzen (Humussäure) und daher von tiefbrauner Farbe. Jedem Besucher des Schwarzwalds drängt sich die eigenthümliche braune oder schwarze Färbung, welche namentlich die kleineren Seen des Gebirges (der Feldsee am Feldberg, der Mummelsee an der Hornisgrinde u. A.) zeigen, als ein für diese Gebirgswelt höchst charakteristisches Phänomen auf, und auch die Wasserspiegel der grösseren Becken, des Titisees und Schluchsees, gewähren bei bestimmten Beleuchtungen das Bild einer vollkommen schwarzen Fläche. Mit dem Reichthum an organischen Substanzen und mit der dunkeln Färbung des Wassers hängt es direkt oder indirekt¹ zusammen, dass im Titisee, ebenso wie in den norddeutschen Seen, die Plankton-Organismen sich in viel grösserer Zahl und Vollständigkeit in den oberflächlichen Wasserschichten aufhalten, als dies in den klaren Seen des Alpengebietes der Fall ist. So habe ich z. B. im Titisee den *Diaptomus laciniatus* während der Hauptvermehrungszeit in grossen Mengen in den Oberflächenschichten gefunden, während dieselbe Form nach FUHRMANN im Neuenburgersee in der Regel erst unterhalb 30 m erscheint.

Thatsächlich haben denn auch die mir vorliegenden Proben ein vollkommen zusammenhängendes Bild ergeben, und so möge mir es denn erlaubt sein, die Ergebnisse meiner Untersuchungen auch ohne vorhergegangene systematische Durchforschung aller Tiefen mitzutheilen.

¹ Vgl. O. FUHRMANN, Beitrag zur Biologie des Neuenburger Sees. Biol. Centralbl. 1900 Bd. 20 S. 127.

In Erinnerung an die vielen, in gemeinsamer Arbeit am Titisee zugebrachten Stunden spreche ich meinen Freiburger zoologischen und botanischen Freunden auch an dieser Stelle meinen Dank für vielfache, mir geleistete Unterstützung aus, insbesondere Herrn Dr. A. PETRUNKEWITSCH, der mir namentlich bei den letzten, im Winter gemachten Fängen unermüdlich beigestanden ist und auch sonst werthvolle technische Hilfe geleistet hat.

Hydrographisches. Der Titisee ist ein am Feldberg, in der Höhe von 848 m gelegenes Seebecken mit einem Flächeninhalt von etwas über 1 Quadratkilometer und einer maximalen Tiefe von 39 m. Der Hauptzufluss, der Seebach, kommt aus dem dicht unter dem Feldbergplateau, in einem Bergkessel gelegenen Feldsee. Der Abfluss ergiesst sich unter dem Namen Wutach in den Rhein.

Geologisch betrachtet ist der Titisee als eine auf der Rückzugslinie des ehemaligen Feldberggletschers gelegene, postglaciale Bildung zu betrachten. Oberhalb des Sees befinden sich moorige, vom Seebach durchflossene Wiesen, an deren Stelle früher ein oberer Abschnitt des Sees, beziehungsweise ein dritter, zwischen Feldsee und Titisee eingeschalteter See gelegen sein mag. Der Untergrund des Sees selber besteht aus dunklem Schlamm, in welchen in grossen Massen Stämme und Aeste eingebettet sind. Am Nordufer befinden sich in der Tiefe von 1—2 m Wiesen von *Scirpus acicularis* und *Isoëtes lacustris*, welche in oft ungeheuren Mengen *Ophrydium*-Kolonien und die *Sida crystallina* beherbergen. Im Herbst pflegt der See von grossen Mengen von Enten, Tauchenten, Tauchern und Möven besucht zu werden. Einige Paare Stockenten (*Anas boschas*) brüten jährlich am oberen Ende und vermitteln die dauernde Verbindung mit den in den benachbarten Torfmooren gelegenen Weihern und anderen Seebecken.

Der See ist normaler Weise vom Ende Dezember bis Anfang April mit einer 20—30 cm dicken Decke aus gefrorenem Schnee und Eis versehen. Ueber die Farbe des Wassers wurde in der Einleitung berichtet.

Das Crustaceen-Plankton des Titisees enthält nach früheren Zusammenstellungen und Mittheilungen von IMHOF, SCHMEIL, STINGELIN und G. BURCKHARDT¹ folgende Formen:

¹ Vgl. G. BURCKHARDT, Faunistische und systematische Studien über das

<i>Cladocera</i>	{	<i>Holopedium gibberum</i> ZADD.
		<i>Daphnia longispina</i> var. <i>rectifrons</i> STING.
		<i>Bosmina Coregoni</i> var. STINGELINI, G. BURCKH.
<i>Copepoda</i>	{	<i>Cyclops strenuus</i> FISCH.
		<i>Heterocope saliens</i> LILLJ.
		<i>Diaptomus laciniatus</i> LILLJ.

Bei meinen eigenen Untersuchungen fand ich noch eine zweite *Diaptomus*-Art, welche Herr O. SCHMEIL als *D. denticornis* WIERZ. zu bestimmen die Güte hatte.

Erwähnt sei ferner das Vorkommen eines limnetischen Räderthiers, nämlich der *Floscularia mutabilis* BOLT., zu welcher sich nach IMHOF noch eine zweite Form, *Notholca longispina* KELL., gesellt.

Nordischer und alpin (subglacialer) Charakter der Centropagiden des Titisees.

Unter den genannten Plankton-Thieren haben die drei *Centropagiden* (*Heterocope saliens*, *Diaptomus laciniatus* und *denticornis*) den speziellen Gegenstand meiner eigenen Untersuchungen gebildet. In zweiter Linie wurde auch *Cyclops strenuus* berücksichtigt. Die auf die *Cladoceren* und *Rotatorien* bezüglichen Befunde werden im Wesentlichen nur in den beigegebenen Tabellen Erwähnung finden.

Heterocope saliens LILLJ. ist im weiblichen Geschlecht durch den einfacher gebauten, am Hinterrande ungezähnten Deckel über der Genitalöffnung speziell von der Bodenseeform (*H. Weismanni* IMH.) unterschieden¹.

Unsere Art kann im Wesentlichen als eine gleichzeitig nordische und alpine, also subglaciale Form bezeichnet werden. Sie wurde einerseits in skandinavischen, finnischen und sibirischen Wasserbecken, andererseits in einigen Seen des Oberengadins (u. A. im Lej Furtshellas, 2680 m) und in der hohen Tatra bis zur Höhe von 1700 m gefunden. Ferner kommt sie in den norditalienischen Seen (Lago Maggiore, Comer- und Luganersee) vor, und in Deutschland wurde sie, ausser im Titisee, auch im Chiemsee in Oberbayern gefischt².

Zooplankton der grösseren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Rev. Suisse d. Zool. 1899 t. 7 S. 364.

¹ Vgl. O. SCHMEIL, Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. III. Th. Centropagidae. Bibl. Zool. 1896 Heft 21 S. 94.

² Vgl. hierzu F. ZSCHOKKE, Die Thierwelt der Hochgebirgsseen. Basel, Genf u. Lyon 1900 S. 129; O. SCHMEIL l. c. S. 94.

Diaptomus denticornis WIERZ., im männlichen Geschlecht durch den hakenartigen Fortsatz am letzten Glied der Greifantenne gekennzeichnet, ist nach ZSCHOKKE eine hochnordische und hochalpine Form, letzteres allerdings nicht in demselben Maasse wie *D. bacillifer* KOELBEL, mit welchem *D. denticornis* in einer Art von vikarirendem Verhältniss steht¹. Im Norden wurde *D. denticornis* bisher in Skandinavien und Finnland gefunden, in den Hochalpen geht er an einzelnen Stellen (Lac du Grand Charvia bei Briançon) bis in die Höhe von ca. 2500 m, in der hohen Tátra bis zu 2000 m herauf. Auch in den Gebirgsseen und -Weihern des Kaukasus wurde *D. denticornis*, ebenso wie *D. bacillifer*, gefunden (RICHARD). Etwas häufiger und im Allgemeinen auch viel tiefer als *D. bacillifer*, steigt *D. denticornis* in die Vorberge und Ebene herab. Ich nenne hier nach ZSCHOKKE nur die Fundorte in der Thalsohle des Wallis (568 m), im schweizerischen Mittelland in der Nähe des Pfäffikersees (541 m), im Berner Jura, in Kroatien, im Böhmerwald, in den Kraterseen der Eifel und endlich in Oberbayern (Moorweiher bei Peissenberg 740 m).

Diaptomus laciniatus LILLJ. ist im weiblichen Geschlecht auf den ersten Blick dadurch kenntlich, dass nicht bloss das letzte, sondern auch das vorletzte Thoraxsegment an den Seiten flügelartig ausgezogen ist. Diese Art ist nach G. BURCKHARDT² als „eine in den Norden und die Gebirge zurückgedrängte oder aber in anderer Weise eng an das Gebiet des Glacialphänomens gebundene Form“ zu bezeichnen. Sie kommt einerseits vor im arktischen Europa (Skandinavien, Kola, Lappland), andererseits in den Pyrenäen (bis zu einer Höhe von 2172 m), sowie in den grösseren Seen der Schweiz (Genfer-, Thuner-, Brienzer-, Vierwaldstätter-, Zuger-, Neuenburgersee u. A.) und Oberitaliens (Lago Maggiore, Comer- und Luganersee), dagegen nicht in den Alpen selbst. In Deutschland ist ausser dem Titisee kein anderer Fundort bekannt.

Cyclops strenuus FISCH. ist allem Anschein nach eine „Kaltwasserform“, ein nordisch glaciales Relikt³ mit weiter Verbreitung im Norden (Sibirien, Russland, Norwegen, Schottland, Island), in den Hochalpen (z. B. im See beim Bernhardhospiz, 2445 m) und in den europäischen Mittelgebirgen (Riesengebirge, Böhmerwald, Eifel, schweizerischer und französischer Jura), aber auch in den

¹ Vgl. F. ZSCHOKKE l. c. S. 127.

² Vgl. G. BURCKHARDT l. c. S. 672, 685.

³ Vgl. F. ZSCHOKKE l. c. S. 144, 151.

Ebenen Deutschlands, Frankreichs und der Schweiz. Charakteristisch ist nach SCHMEL, RICHARD und ZSCHOKKE für den *Cyclops strenuus* der Ebene, dass seine Hauptvermehrungsperiode mit den kälteren Monaten des Jahres zusammenfällt, und ebenso bezeichnend ist für diese Art als „Kaltwasserform“, dass sie im Bodensee während des Sommers die kalten, tiefen Schichten bevorzugt und erst im Winter in allen Schichten gleichmässig vertheilt erscheint (HOFFER).

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich, dass sämmtliche vier limnetischen Copepoden des Titisees einen vorwiegend nordischen und alpinen, oder, wie wir zusammenfassend sagen können, einen subglacialen Charakter tragen, d. h. es handelt sich um Arten, welche ihre Hauptverbreitung einerseits im palaearktischen Norden, andererseits im Gürtel der mitteleuropäischen Hochgebirge (Pyrenäen, Alpen, Tátra, Kaukasus) in der Nähe der Gletschergrenzen haben. Bei der näheren Charakterisirung der vier Formen wurden, in Anlehnung an die grundlegende Arbeit ZSCHOKKE's, gewisse Unterschiede gemacht, wie denn z. B. *Diaptomus denticornis* als ausgesprochen hochnordisch und hochalpin, auf der anderen Seite *Cyclops strenuus* als ein nordisch-glaciales Relikt bezeichnet wurde.

Jedenfalls schliesst sich die Copepodenfauna des Titisees unmittelbar an die des Alpengebietes an, und wir können daher bei der genaueren Charakterisirung derselben im Wesentlichen an die von den Erforschern des Alpengebietes FOREL, ASPER, HEUSCHER, ZSCHOKKE, G. BURCKHARDT u. A. geäusserten Anschauungen anknüpfen.

Nach der gewöhnlichen, zuerst von FOREL aufgestellten Annahme verschwanden während der letzten allgemeinen Vergletscherung die Seen, Teiche und Tümpel des Alpengebiets, und damit erlosch auch die Fauna derselben. Mit dem Rückzug der Gletscher entstanden neue Wasserbecken, zuerst die Seen des Vorlandes, später die kleineren Hochgebirgsseen. Die Besetzung dieser neu entstehenden Wasseransammlungen erfolgte nach ZSCHOKKE durch zweierlei Elemente: erstens durch besonders resistente, den verschiedensten Bedingungen, namentlich sehr verschiedenen Temperaturverhältnissen sich anpassende und daher vielfach kosmopolitische Formen (eurytherme Ubiquisten); zweitens durch Formen, für welche das Optimum ihrer Entwicklung durch niedrige, zwischen engen Grenzen sich bewegende Wassertemperaturen gegeben ist, überhaupt durch

alle jene Bedingungen, welche sich in den subglacialen, von den Gletscherbächen gespeisten Wasseransammlungen vorfinden (stenotherme Subglacialformen oder Kaltwasserthiere). Es ist nun weiterhin nach ZSCHOKKE u. A. anzunehmen, dass während und am Schluss der vorhin erwähnten letzten Eisbedeckung diese stenotherm-subglacialen Formen die mitteleuropäischen, zwischen den nordischen und den von den Alpen herabsteigenden Gletschern freibleibenden Gewässer bevölkerten. Am Schlusse der Eiszeit folgten diese Formen den sich zurückziehenden Gletschern und besetzten die neu gebildeten Wasserbecken, während sie gleichzeitig die unter neue klimatische Bedingungen tretende Ebene verliessen. Dabei gelangten speziell mehrere *Centropagiden*-Formen, welche sich während der Eiszeit von den arktischen Meeren aus in die subglacialen Wasserbecken ausgebreitet hatten und zu Süßwasserbewohnern geworden waren, in das Gebiet der Alpen und der übrigen mitteleuropäischen Hochgebirge und rückten, ihren speziellen Existenzbedingungen folgend, vom Vorlande in die Centralketten vor, am weitesten *Diaptomus bacillifer* und *denticornis*, sowie *Cyclops strenuus*, nächst ihnen einige weniger stenotherm-glaciale Formen, nämlich *Diaptomus gracilis* und *laciniatus*.

An einzelnen Punkten, nämlich da, wo subglaciale Lebensbedingungen fortbestanden, blieben die stenotherm-glacialen Formen auch in den zwischen den Alpen und dem arktischen Norden gelegenen Mittelgebirgen und sogar in der Ebene zurück und stellen dann echte „Relikten“ dar. So mag z. B. *Cyclops strenuus* an manchen Punkten als eine echte Reliktenform aufzufassen sein.

In welcher Weise, ob durch aktive Einwanderung oder auf dem Wege einer passiven Verschleppung durch Vögel, die Besetzung der neugebildeten postglacialen Seen dann im Einzelnen erfolgt ist, lässt sich nicht entscheiden. Für die Copepoden des Hochgebirgs, speziell für die typischen Formen *Cyclops strenuus*, *Diaptomus bacillifer* und *D. denticornis* ist nach ZSCHOKKE wohl anzunehmen, dass sie aktiv eingewanderte Subglacialformen sind¹. Auch bezüglich der Verbreitung des *Diaptomus laciniatus* in den Vorländern der Alpen hält G. BURCKHARDT die Hypothese eines grossen Glacial-sees oder vielmehr von temporären Verbindungen der einzelnen Becken für etwas wahrscheinlicher als die der Verschleppung². Da-

¹ F. ZSCHOKKE l. c. S. 368.

² G. BURCKHARDT l. c. S. 685.

gegen scheint das sporadische Auftreten der *Heterocope*, sowie ihre augenscheinliche Fortpflanzung durch Dauereier darauf hinzuweisen, dass bei dieser Form eine Verschleppung durch Zugvögel stattgefunden hat und noch stattfinden kann¹.

So dürfte denn auch der Titisee, nachdem sich der Gletscher in das obere, noch jetzt durch einen Moränenriegel abgesperrte Thalende zurückgezogen hatte, zunächst durch die typisch subglacialen Formen, *Diaptomus denticornis* und *Cyclops strenuus*, dann bei Eintritt milderer klimatischer Verhältnisse durch *Diaptomus laciniatus*, theils auf dem Wege aktiver Einwanderung, theils durch passiven Transport von einem benachbarten Seebecken her, besiedelt worden sein, während gleichzeitig ein vielleicht andauernder, passiver Import von *Heterocope*-Keimen durch die auf dem Herbstzug befindlichen, auch jetzt noch in grossen Mengen hier rastenden Wasservögel stattfand.

Ueber das Nebeneinandervorkommen und die allgemeinen Fortpflanzungsverhältnisse der vier limnetischen Copepoden.

Ausser dem alpinen oder besser subglacialen Charakter der Copepodenfauna des Titisees ist ein zweites Faktum von besonderem Interesse, nämlich die verhältnissmässig grosse Zahl der neben einander vorkommenden Arten.

In Bezug auf diese Zahl kann sich der Titisee mit den grössten Seen der nördlichen Voralpenländer messen, ja, in der Zahl der *Centropagiden*-Arten übertrifft er dieselben ohne Ausnahme. Es beherbergen nämlich der Bodensee, Zuger-, Vierwaldstätter-, Neuenburger- und Genfersee gleichfalls nur vier limnetische Copepodenarten, darunter regelmässig zwei Cyclopiden (*Cyclops strenuus* FISCH. und *Cyclops leuckarti* CLAUS) und einen Centropagiden, *Diaptomus gracilis* SARS. Der Bodensee enthält ausserdem *Heterocope Weismanni* IMH., die übrigen genannten Seen *Diaptomus laciniatus* LILLJ.²

Nur die grossen Seen des südlichen Alpenrandes, der Lago Maggiore und Comersee, zählen fünf limnetische Copepoden, nämlich ausser den beiden genannten *Cyclops*-Arten noch *Diaptomus laciniatus* LILLJ., *Diaptomus graciloides* LILLJ. r. *padana* und *Heterocope saliens* LILLJ.

¹ Vgl. hierzu F. ZSCHOKKE l. c. S. 372.

² Vgl. hierzu G. BURCKHARDT l. c. S. 370 ff.

Ziehen wir zum Vergleich noch solche Seen des Alpengebiets heran, welche ungefähr die Grösse des Titisees haben, so finden wir durchwegs nur 2—3 limnetische Copepodenarten, jedenfalls aber nur eine *Centropagiden*-Art. So enthält der Lungernsee im Kanton Obwalden (657 m hoch, 0,85 km²), ausser den beiden oben genannten *Cyclops*-Arten nur *Diaptomus laciniatus*, der Klönthalersee im Kanton Glarus (828 m hoch, 1,18 km²) nur *Cyclops strenuus* und eine *Diaptomus*-Art, der Silvaplanersee im Oberengadin (1794 m hoch, 2,65 km²) ausser unbestimmten Cyclopiden nur *Diaptomus denticornis*.

Es wäre natürlich möglich, dass bei einer wiederholten, systematischen Durchforschung dieser kleineren Alpenseen sich in dem einen oder anderen derselben noch weitere Spezies vorfinden werden. Es liegt diese Möglichkeit um so näher, als auch im Titisee, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, bei einer nur einmaligen Befischung im Allgemeinen nicht alle vier Arten zur Beobachtung kommen. Auffallend bleibt immerhin, dass auch die besser durchforschten grossen Schweizerseen in der Zahl der limnetischen Copepoden-Arten den Titisee nicht übertreffen, ja, hinsichtlich der Vertreter der Familie der Centropagiden hinter demselben zurückbleiben.

Ich will mich hier nicht in Muthmassungen ergehen hinsichtlich der Ursachen dieses Verhältnisses, sondern gleich die in allgemein biologischer und faunistischer Hinsicht interessanteste Frage in Angriff nehmen:

Wie verhalten sich diese vier Copepoden hinsichtlich der Fortpflanzung?

Ist die Fortpflanzung der einzelnen Arten eine perennirende, monocyklische oder polycyklische? Füllen die Hauptvermehrungszeiten der vier Arten zusammen oder machen die einzelnen Arten einander Platz? In welchem Stadium überdauern die einzelnen Formen die Zwischenpausen zwischen den Hauptvermehrungsperioden? Zeigt die Titiseefauna besondere Anpassungsverhältnisse im Vergleich mit den Faunen anderer Seegebiete?

Es muss hier zunächst das vorausgeschickt werden, was bisher über die Fortpflanzung der betreffenden Formen speziell in den benachbarten Schweizerseen bekannt ist.

Am wenigsten ist bisher über *Heterocope* bekannt. Keiner der früheren Forscher (GRUBER, NORDQUIST u. A.) hat Eisäckchen

beobachtet und nur SARS¹ sah bei einem auf dem Objektträger liegenden Weibchen Eier aus der Genitalöffnung heraustreten, die sich zu einem kleinen Ballen vereinigten, welcher aber durch die gewaltsamen Bewegungen des Thieres sofort wieder zerstört wurde. Abgesehen davon liegen noch Beobachtungen von NORDQUIST und ZACHARIAS vor, denen zu Folge der Erstere in Finnland, der Letztere im Plönersee während der kälteren Jahreszeit niemals *Heterocope* angetroffen hat. NORDQUIST gelangt daher zu der Annahme, dass *Heterocope* vor ihrem Aussterben im Herbst Dauereier erzeuge. Im Gegensatz dazu fand IMHOF im Zürichersee während mehrerer Jahre auch im Dezember und Januar Exemplare von *Heterocope saliens*.

Genauere Angaben liegen über den *Diaptomus denticornis* der Alpenseen vor. Sowohl die Beobachtungen ZSCHOKKE's am Garschinasee (2189 m), als auch diejenigen von BLANCHARD und RICHARD an den Wasserbecken von Briançon in den französischen Alpen weisen darauf hin, dass *Diaptomus denticornis* in diesen Gebieten sehr spät zur Geschlechtsreife gelangt. So fand ZSCHOKKE im Garschinasee in verschiedenen Jahren bis in die zweite Hälfte des August hinein fast ausschliesslich unreife und erst am 30. August (1893) viele reife Individuen, und die beiden französischen Forscher trafen vom 30. August bis zum 5. Oktober in elf Seen von 2200—2500 m Höhenlage reife Männchen und Weibchen des Copepoden in grosser Zahl². Auch bezüglich des mit *D. denticornis* in einem vikarirenden Verhältniss stehenden *D. bacillifer* geht aus den Befunden der obengenannten Forscher hervor, dass derselbe erst im Laufe der Monate August und September Geschlechtsreife erlangt. Mit Anbruch des Winters scheint bei dieser Form die Fortpflanzungsthätigkeit eingestellt oder wenigstens eingeschränkt zu werden³.

Ueber *Diaptomus laciniatus* giebt G. BURCKHARDT⁴ an, dass die Geschlechtsreife in den meisten Seen des Alpengebiets im Herbst einzutreten scheint, „in denjenigen Seen jedoch, wo *Diaptomus laciniatus* der einzige Vertreter der Gattung ist, wie im Titisee, Alpachersee, Sarnersee und wohl auch im

¹ Vgl. O. SCHMEL, Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. III. Th. 1896 Heft 21 S. 86.

² Vgl. F. ZSCHOKKE l. c. S. 136.

³ Vgl. F. ZSCHOKKE l. c. S. 135.

⁴ Vgl. G. BURCKHARDT l. c. S. 657.

Lungernsee scheinen die Verhältnisse nicht so geregelt. Aus dem Titisee erhielt BURCKHARDT reife Exemplare vom Ende Juli, und in den drei erwähnten Obwaldner Seen waren die *Diaptomus* Anfangs September schon weit allgemeiner erwachsen als in den übrigen Wasserbecken. Die Zahl der Eier schwankte im Vierwaldstättersee zwischen drei und sieben, der häufigste Befund war fünf. Im Hallwyler-, Neuenburger- und Alpnachersee allein wurden höhere Zahlen, bis zu zehn, gefunden.

Bezüglich des *Cyclops strenuus* wurde oben erwähnt, dass derselbe allen genaueren Beobachtungen zu Folge eine „Kaltwasserform“, ein „nordisch-glaciales Relikt“ darstellt. Mit diesem aus verschiedenen Daten zu entnehmenden Ergebniss stimmt auch die Beobachtung überein, dass sich nach ZSCHOKKE die Fortpflanzung dieses Copepoden am lebhaftesten bei relativ niedriger, in der engen Grenze zwischen 4—12° C sich bewegender Temperatur vollzieht¹. In sehr hoch gelegenen, kalten Gebirgsseen (z. B. in den Seen des Rhätikons, 1874—2313 m) beginnt daher die Fortpflanzung erst im Juli und August, in tiefer gelegenen, wärmeren Becken (z. B. im oberen See von Arosa, 1740 m) im Mai und Juni, in der Ebene dagegen fällt, wie schon oben bemerkt wurde, die Hauptvermehrungszeit in den Winter. ZSCHOKKE glaubt aus diesem Verhalten entnehmen zu können, dass *Cyclops strenuus* entsprechend seinem nordischen oder glacialen Ursprung im Hochgebirge seinen ursprünglich typischen Entwicklungszyklus beibehalten, in der Ebene aber, in Anpassung an die nach der Eiszeit allmählich sich einstellenden neuen Bedingungen, die Fortpflanzung auf den Winter verlegt habe.

Gehen wir nach diesen Bemerkungen zu dem Verhalten der vier Copepoden im Titisee über, wobei zunächst, unter Hinweis auf die Nummern des im Anhang gegebenen, ausführlichen Fangverzeichnisses, ein allgemeines, alle vier Arten umfassendes Bild gegeben werden soll.

Im Winter (Januar) finden sich unter der Eisdecke hauptsächlich in den letzten Stadien der Entwicklung befindliche und vollständig differenzierte Individuen von *Diaptomus laciniatus* und ausserdem jugendliche Exemplare von *Cyclops strenuus* (1).

In der zweiten Hälfte des März haben unter der 20—30 cm dicken, durch krystallklares Eis und aufgelagerten, gefrorenen Schnee gebildeten Decke sämtliche *Diaptomus laciniatus* ihre volle Diffe-

¹ Vgl. F. ZSCHOKKE l. c. S. 150.

renzierung erlangt. Die Weibchen tragen bereits regelmässig einige (1—3) Spermatophoren, einige wenige auch schon Eier. Neben *Diapt. laciniatus* treten in grossen Mengen Nauplien auf, welche vielleicht die junge Generation von *D. denticornis* darstellen (2).

In die zweite Hälfte des Mai fällt die Hauptvermehrung von *Diaptomus laciniatus*. Reife Weibchen und Männchen treten in den Oberflächenschichten in grosser Masse auf, die Hälfte der ersteren trägt Eisäcke mit meistens sechs Eiern und häufig ganze Bündel von Spermatophoren. Neben diesem *Diaptomus* treten auch von *Cyclops strenuus* geschlechtsreife, in Fortpflanzung begriffene Individuen auf, wenn auch an Masse bedeutend hinter *Diaptomus laciniatus* zurückstehend, wie denn überhaupt im Titisee die Cyklopiden gegenüber den Centropagiden nur eine zweite Rolle zu spielen scheinen (3—4).

In der zweiten Hälfte des Juni und Anfangs Juli finden sich noch zahlreiche erwachsene Weibchen von *Diaptomus laciniatus* vor. Die Hauptvermehrung ist jedoch vorüber: nur wenige Weibchen tragen noch 1—2 Eier, und die Männchen sind ganz verschwunden. Die Hauptmasse der Copepoden bilden jugendliche Individuen von *Diaptomus denticornis*, namentlich Individuen im Stadium mit vier Thorakalbeinpaaren (Stadium A IV) und im Stadium der geschlechtlichen Differenzierung (Stadium B), daneben auch schon einzelne erwachsene Individuen derselben Spezies. In der gleichen Zeit beginnt die Hauptvermehrung von *Heterocope saliens* (am 20. Juni 1896 „massenhaft“ in der sehr warmen oberflächlichen Schicht). Eine kleine Anzahl der Weibchen trägt Samenballen und leere Spermatophoren. *Cyclops strenuus* fehlt in den Oberflächenschichten (5—9).

Ende Juli und Anfangs August treten in grösserer Zahl geschlechtsreife, in Fortpflanzung begriffene Individuen von *Diaptomus denticornis* auf, daneben bereits grosse Massen jugendlicher, grossentheils schon im jüngsten Differenzierungsstadium (Stadium B) stehender Individuen von *Diaptomus laciniatus* und noch verhältnissmässig zahlreiche, in Fortpflanzung begriffene Heterocopen (10—11).

In die zweite Hälfte des August fällt die Hauptvermehrung von *Diaptomus denticornis*. Die Hauptmasse des Planktons wird aber von jungen, hellblau gefärbten Individuen von *Diaptomus laciniatus* gebildet (Metanauplien, Stadien mit 2, 3, 4 Schwimmfuss-

paaren und Differenzierungsstadium). Von *Hetercope* treten noch Weibchen mit Samenballen, von *Cyclops strenuus* bereits wieder jugendliche Individuen auf (12—13).

Bis in die erste Hälfte des Oktober nimmt die Fortpflanzung von *Diaptomus denticornis* noch ihren Fortgang, wenn auch mit bedeutend sich vermindender Intensivität. Die jungen *Diaptomus laciniatus* wachsen allmählich heran, einzelne zeigen schon die Differenzirung der geschlechtsreifen Thiere. *Hetercope* pflanzt sich immer noch lebhaft fort, von *Cyclops strenuus* treten wieder mehr Individuen in allen Grössen auf (14).

Von Anfang November an verschwindet zuerst *Hetercope*, dann allmählich auch *Diaptomus denticornis*. Die *Laciniatus*-Brut erreicht langsam die volle Grösse, die Individuen mit den Attributen der Geschlechtsreife nehmen zu (15—16).

Ende November hat die grössere Hälfte von *Diaptomus laciniatus* die volle Differenzirung erlangt. *Cyclops strenuus* tritt in beträchtlicher Zahl auf und macht ein Drittel des Copepoden-Planktons aus. Bereits treten einige voll ausgewachsene Männchen auf (17).

Der Fortpflanzungszyklus der einzelnen Arten.

Indem ich bezüglich der Diagnose der Jugendformen, der Differenzirung der Geschlechter und des Geschlechtsverhältnisses der *Diaptomus*-Arten auf einen späteren Abschnitt verweise, lasse ich hier zunächst die Besprechung des Fortpflanzungszyklus der einzelnen Formen folgen.

Hetercope saliens.

Diese Form hat im Titisee eine sehr lange Fortpflanzungszeit. Von der zweiten Hälfte des Juni bis in die erste Hälfte des Oktobers, also im Ganzen vier Monate lang, fanden sich in den Oberflächenschichten, bald in grösserer, bald in kleinerer Zahl, vollständig ausgewachsene männliche und weibliche Thiere, unter Letzteren in der Regel auch solche, die mit Samenballen und leeren Samenpatronen behaftet waren. Die Samenballen sind schon mit blossen Auge zu erkennen: sie zeigen im Wesentlichen die schon von GRUBER¹ für die Bodensee-Form beschriebene Gestalt und

¹ Vgl. A. GRUBER, Ueber zwei Süsswasser-Calaniden. In.-Diss. Leipzig 1878.

Anheftungsweise (vergl. den hier beigegebenen Längsschnitt durch das Abdomen einer *Heterocope saliens*, Fig. 1).

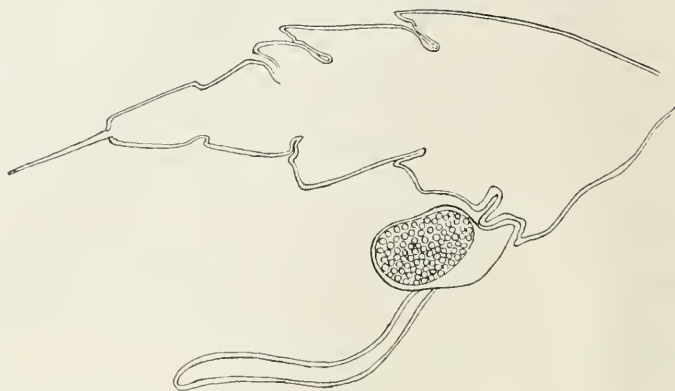


Fig. 1. Medianschnitt durch das Abdomen von *Heterocope saliens*. Zeigt den mit seinem Kittstoff in die Nischen des Genitaldeckels eingefügten Spermaballen und die geleerte Samenpatrone.

Wie die befruchteten Eier aussehen, ob sie, wie diejenigen vieler mariner Copepoden, einzeln im Wasser flottiren oder zu Boden sinken, vermag ich, so wenig wie meine Vorgänger, anzugeben. Nur so viel kann ich mittheilen, dass die Eiproduktion eine sehr lebhaft und stetig auf einander folgende sein muss, da ich auf Schnitten in jeder Körperhälfte 16—25 bereits mit Dotter beladene Ovidukteier antraf, während sich bei *Diaptomus* in den beiden Oviduktschenkeln zusammen stets nur eine kleine Zahl gleich alter, reifender Eier, nämlich ebenso viele wie im Eisäckchen, vorfanden. Die Eiproduktion erfolgt also bei *Heterocope* kontinuierlich, bei *Diaptomus* schub- oder satzweise.

Im Spätherbst, von Anfang November an, verschwinden die erwachsenen Heterocopen. Jugendformen fanden sich in den hauptsächlich untersuchten Oberflächenschichten weder während der Fortpflanzungszeit noch ausserhalb derselben vor, und es ist daher wohl anzunehmen, dass die aus den abgelegten Eiern sich entwickelnden Jugendformen in ziemlichen Tiefen heranwachsen, um dann zu Beginn der Fortpflanzungszeit, im Juni, in den Oberflächenschichten in die Fortpflanzungsthätigkeit einzutreten.

Allem Anscheine nach ist also die *Heterocope saliens* des Titisees, ebenso wie dies für die *Diaptomus*-Arten gilt, eine mono-

cyklische Form, unterscheidet sich jedoch von denselben durch die verhältnissmässig lange, bezüglich der Intensität der Vermehrung mehr gleichmässig verlaufende Fortpflanzungsperiode.

Diaptomus denticornis.

Der *Diaptomus denticornis* des Titisees scheint sich von dem der hochgelegenen Gebirgsseen hinsichtlich des Termins seiner Hauptvermehrung nicht wesentlich zu unterscheiden.

Die ersten vollkommen differenzirten Männchen und Weibchen treten schon von Ende Juni an auf (6), aber erst zu Anfang des August, also nur wenige Wochen früher als beispielsweise im See von Garschina (2189 m), treten die Thiere in die Fortpflanzung ein, um offenbar noch während des August deren Höhepunkt zu erreichen (11, 13). Die Vermehrung dauert dann in verminderter Kraft fort bis Mitte Oktober oder Anfang November (15, 16). Dann verschwinden allmählich die erwachsenen Thiere (17).

Erst in der zweiten Hälfte des Juni treten in den Oberflächenschichten wieder grosse Mengen von jüngeren, in den letzten Häutungen stehenden Individuen auf (6), und es fragt sich also, in welchem Stadium unser *Diaptomus* den Winter verbringt.

Um hier zu einem entscheidenden Ergebniss zu gelangen, habe ich zunächst untersucht, bis zu welchem Stadium die Embryonen in den Eisäcken von den Müttern herumgetragen werden. Es haben sich dabei sehr bald bemerkenswerthe Besonderheiten herausgestellt. Wenn man beispielsweise von *Cyclops brevicornis* auf's Geradewohl eine grössere Anzahl Eisack-tragender Weibchen untersucht, so wird man in dem bei weitem grösseren Theil der Eisäcke ältere Stadien, d. h. dreigliedrige Embryonen oder beinahe fertige Nauplien finden, dagegen kommen nur ausnahmsweise die früheren Furchungsstadien, sowie die Blastula und Gastrula zu Gesicht. Es ist dies selbstverständlich so zu erklären, dass der Embryo für die späteren Embryonalstadien eine viel längere Zeit gebraucht, als für die Furchung. Ganz so verhält sich die Sache bei dem *Diaptomus laciniatus* des Titisees: unter zwölf beliebig ausgesuchten, auf Schnitten untersuchten Eisäcken wies beispielsweise nur ein einziges das Gastrulastadium auf, alle anderen enthielten ältere Embryonen oder zum Ausschlüpfen fertige Nauplien.

Von den genannten Formen ist nun der *D. denticornis* des Titisees dadurch unterschieden, dass die Eisäcke ausschliesslich die früheren Stadien aufweisen. Unter 20 dem Material vom 19. August

1900 entnommenen und auf Schnitten untersuchten Eisäcken enthielten drei das Stadium der Richtungskörperbildung und die Kern-Copulation, drei die früheren Furchungsstadien, vier das Blastulastadium, acht das Stadium mit central gelegener Entodermmasse und zwei das unmittelbar folgende, für die Copepoden-Entwicklung sehr charakteristische „Trilobiten“-Stadium, in welchem der aus Ektoderm, Entoderm und den beiden Urogenitalzellen bestehende Embryo durch zwei Querfurchen in drei Segmente zerlegt erscheint. Aeltere

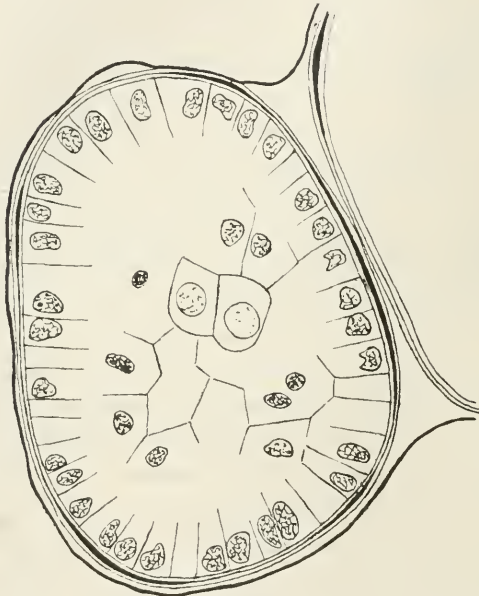


Fig. 2. Vermuthliches Dauerstadium des Eies von *Diaptomus denticornis*. Zeigt innerhalb der Eisackhülle die beiden kapselartigen Eihüllen und im Innern die zwei grossen, blasskernigen Urogenitalzellen.

Stadien fanden sich nicht vor, und es scheint dieses Verhalten daraufhinzuweisen, dass spätestens mit dem „Trilobiten“-Stadium eine Art Dauerstadium erreicht ist, mit welchem die Embryoentwicklung innerhalb des Eisacks zum Abschluss kommt.

Diese Vermuthung erhält noch durch eine weitere Beobachtung eine Stütze. Ganz so, wie ich es seiner Zeit für das Winterei einer Daphnide (*Moina paradoxa*) feststellen konnte, entwickelt nämlich der Embryo von *D. denticornis* unterhalb der Spezial-Eihaut zur

Zeit der Bastula- und Gastrulabildung eine zweite Eihaut. Dieselbe lässt sich allerdings manchmal auch bei *D. laciniatus* nachweisen. Während sie sich aber hier nur als eine sehr dünne, dem Embryo dicht angeschmiegte Membran darstellt, ist sie bei *D. denticornis* ebenso wie die eigentliche Special-Eihaut eine sehr dicke Haut, so dass der Embryo schon im späteren Gastrulastadium von zwei ziemlich dicken Kapseln eingehüllt erscheint (s. die beigegebene Fig. 2). Auch diese Eigenthümlich-

keit scheint mir darauf hinzuweisen, dass das „Trilobiten“-Stadium oder normaler Weise das vorhergehende Stadium einen Dauerzustand darstellt¹.

Ich möchte demnach annehmen, dass *D. denticornis* seine Eisäcke abstreift, und dass die Embryonen am Seegrund eine gewisse Zeit in einem Dauerzustand verbringen. Ob die Embryonen auf diesem Dauerstadium während des ganzen Winters stehen bleiben, und wann die Nauplien ausschlüpfen, konnte ich meinem Material nicht entnehmen, vielmehr kann ich nur so viel sagen, dass erst in der zweiten Hälfte des Juni und ersten Hälfte des Juli jugendliche, im Stadium mit vier Beinpaaren und im Stadium der geschlechtlichen Differenzirung stehende Individuen von *D. denticornis* in den Oberflächenschichten erscheinen und jetzt die Hauptmasse des Copepodenplanktons bilden. Diese Thiere wachsen allmählich und, wie das Nebeneinandervorkommen aller Zwischenstadien zeigt, weniger gleichmässig, als die *Laciniatus*-Brut, zur vollen Differenzirung und Grösse heran, um dann Anfangs August in die Fortpflanzung einzutreten.

Es geht zunächst aus dieser Zusammenstellung hervor, dass der nach ZSCHOKKE als hochalpin und hochnordisch zu bezeichnende *D. denticornis*, der in den Hochgebirgsseen erst im August in die Geschlechtsreife eintritt, auch im Titisee diesen Termin zähe eingehalten hat, trotzdem dieser See schon im Anfang April, also 2—3 Monate früher als die Hochgebirgsseen, aufzufrieren pflegt. Auch durch dieses Verhalten erweist sich der *D. denticornis* als eine den hochalpinen, subglacialen Verhältnissen streng angepasste Form.

Zweitens muss ich nach meinen Befunden den *D. denticornis* als eine monocyclische Form betrachten: die Hauptvermehrung fällt, wie gesagt, in die Monate August bis Oktober und von den in dieser Zeit auftretenden Geschlechtsthieren stammen die im Juni und Juli im Oberflächen-Plankton auftretenden Jugendformen ab. Dieselben sind also vorjährigen Ursprungs. Darin stehen meine Beobachtungen im Gegensatz zu den Angaben ZSCHOKKE's². Wenn ich nämlich ZSCHOKKE recht verstehe, spielt sich der Jahrescyklus

¹ Die Entscheidung dieser Alternative, zu der ich durch mehrere, hier nicht weiter auszuführende Gründe (vor Allem das auffallende Ueberwiegen des in Fig. 2 abgebildeten Stadiums und seine Aehnlichkeit mit dem Dauerzustand des Cladoceren-Eies) gelangt bin, muss ich hier dahin gestellt sein lassen.

² Vgl. F. ZSCHOKKE l. c. S. 133 ff.

der Hochgebirgs-Diaptomen in der Weise ab, dass die unter dem Eis überwinternden Thiere bereits im Frühsommer, also noch unter der Eisdecke, in eine regere Fortpflanzungsthätigkeit eintreten. Aus dieser frühsummerlichen Vermehrung würden dann die jungen und unreifen Individuen hervorgehen, die man in den im Juni oder Juli auffrierenden Hochgebirgsseen in Massen anzutreffen pflegt. Dieselben würden also diesjährigen Ursprungs sein und in kurzer Zeit, nämlich im Laufe des August und September die Geschlechtsreife erlangen. Da nun z. B. aus den Angaben über den *D. bacillifer* des Lünersees¹ hervorgeht, dass die im August auftretenden Thiere nicht bloss geschlechtsreif, sondern vielfach mit Eiern und Spermatophoren behaftet sind, d. h. sich wirklich auch fortpflanzen, so hätten wir hier eine zweite Vermehrungsperiode, welche zeitlich der einzigen Vermehrungsperiode im Titisee entsprechen würde. Es werden weitere Untersuchungen lehren müssen, ob die Diaptomen der Hochgebirgsseen wirklich in dieser Weise dicyklisch sind, oder ob nicht auch hier, wie im Titisee, nur ein einfacher Fortpflanzungszyklus besteht.

Diaptomus laciniatus.

Für den *Diaptomus laciniatus* des Titisees gilt dasselbe, wie für den *D. denticornis*: auch diese Form ist zweifellos monocyclisch.

In noch sicherer Weise als bei *D. denticornis* kann hier der Fortpflanzungszyklus verfolgt werden, weil der *D. laciniatus* zu keiner Jahreszeit im Oberflächen-Plankton vollständig fehlt.

Schon im März, noch unter der Eisdecke, beginnen die Männchen den Weibchen die Spermatophoren anzuhängen, einige wenige Weibchen tragen auch schon das Eisäckchen (2). Im Mai ist eine ausserordentlich kondensirte Fortpflanzungsthätigkeit zu beobachten (3). Die Hälfte der Weibchen trägt Eisäcke mit meistens 6 Eiern, und während im März die Zahl der einem Weibchen anhängenden Spermatophoren 1—3 betrug, tragen jetzt viele Weibchen Büschel von 5 oder 6. Sehr rasch scheint jedoch diese Fortpflanzungsthätigkeit ihr Ende zu nehmen. Allerdings trifft man ausgewachsene Geschlechtsthier noch bis Anfang Juli an, aber nur wenige Weibchen tragen noch 1 oder 2 Eier.

Ich habe auch von *D. laciniatus* eine grössere Anzahl von Eisäcken geschnitten. Wie bereits erwähnt wurde, weisen dieselben

¹ l. c. S. 133.

relativ häufig das Naupliusstadium auf, so dass wenigstens für die im Mai erzeugte Brut nicht bezweifelt werden kann, dass die Embryonen, ebenso wie bei den meisten anderen Eisack-tragenden Copepoden, sich kontinuierlich weiter entwickeln und sehr bald als freie Nauplien die Eisäcke verlassen. Nur bei den Weibchen, welche im Juni und Juli noch 1 oder zwei Eier mit sich herumtragen, bin ich nach den wenigen, mir zur Verfügung stehenden Schnittbildern in Zweifel gekommen, ob die ein etwas unregelmässiges Blastulastadium zeigenden und von einer dicken Hülle umschlossenen Eier verspätete und degenerirende Eier sind oder eine Art Dauerform darstellen. Das Vorhandensein von Dauereiern ist übrigens a priori kaum zu erwarten, da sich die weiteren Beobachtungen viel besser unter der Voraussetzung einer kontinuierlichen Entwicklung anschliessen lassen.

Schon von Ende Juni an tritt nämlich in den Oberflächenschichten die junge *Laciniatus*-Brut in den Vordergrund (10), und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieselbe von der im Mai stattfindenden Hauptvermehrung herrührt, dass sie also, im Gegensatz zur *Denticornis*-Brut, eine diesjährige ist.

Während dann der *D. denticornis* in seine Hauptvermehrung eintritt, wächst die *Laciniatus*-Brut langsam heran. Ende Juli beträgt die Grösse der im Stadium der geschlechtlichen Differenzirung stehenden Thierchen 0,84—0,896 mm, von August bis Oktober fand ich als Durchschnittsgrösse 0,880—0,896, Anfangs November 1,04 mm (10—16). Schon von Anfang Oktober an treten auch einzelne vollkommen differenzirte Thiere auf (14). Von Ende November an bilden die letzteren die Hauptmasse (17), und im März sehen wir sie, wie oben erwähnt wurde, bereits in die Vermehrungsthätigkeit eintreten (2).

Aus dem Obigen geht hervor, dass die Hauptvermehrung des *D. laciniatus* in die Frühjahrsmonate, speziell in den Mai, fällt, also mit derjenigen des *D. denticornis* in keiner Weise kollidirt, und zweitens, dass die Entwicklung des *Laciniatus* im Gegensatz zu derjenigen des *Denticornis* eine kontinuierliche ist. Die Thiere überwintern als grossentheils vollkommen differenzirte Individuen und beginnen noch unter der Eisdecke in die Fortpflanzung einzutreten.

Dieses Verhalten der beiden Titisee-Diaptomen wirft vielleicht ein Licht auf eine eigenthümliche faunistische Erscheinung. Es wurde bereits früher erwähnt, dass nach ZSCHOKKE¹ die beiden am

¹ l. c. S. 127.

meisten als hochalpin und hochnordisch anzusprechenden *Diaptomus*-Arten der Hochgebirgsseen (*D. denticornis* und *bacillifer*), sich in einem und demselben See ausschliessen, dass sie dagegen in Becken desselben beschränkten Gebietes, ja in unmittelbar neben einander liegenden Wasserbecken vikarirend für einander eintreten. So beherbergt z. B. von den Rhätikonseen derjenige von Garschina *D. denticornis*, der Lüner- und Partnunsee dagegen *D. bacillifer*. Ähnliches gilt für andere Seengebiete der Alpen. Nur aus dem Goktschai im Kaukasus wurden beide Formen durch RICHARD sicher bestimmt.

Auf der anderen Seite kommt die zweite im Titisee auftretende Form, *D. laciniatus*, häufig neben anderen *Diaptomus*-Arten, nämlich in mindestens 7 der von G. BURKHARDT aufgezählten Schweizerseen neben *D. gracilis*, in zwei oder wahrscheinlich drei grossen Seen neben *D. graciloides* vor.

Man könnte dies Verhältniss vielleicht mit den Fortpflanzungserscheinungen in Zusammenhang bringen. Ein See, der einmal von *D. denticornis* besiedelt worden ist, wird vielleicht deshalb nicht auch von *D. bacillifer* besetzt werden können, weil die beiden Formen die gleiche Fortpflanzungszeit besitzen. In der grossen Menge der geschlechtsreifen *Denticornis*-Individuen würden die zunächst nur in geringer Anzahl auftretenden Individuen der anderen Art gewissermassen nicht aufkommen können, es würde vielleicht eine Vergeudung der Spermatophoren an fremdartige Weibchen stattfinden oder sonstwie die regelmässige Vereinigung der Geschlechter verhindert werden. Dagegen wird eine Form, deren Fortpflanzungsleben von vornherein auf einen anderen Termin eingerichtet oder überhaupt mehr unregelmässig ist, also etwa *D. laciniatus*, sehr wohl in einem bereits von *D. denticornis* besiedelten Becken unterkommen können, da in diesem Fall eine Störung der geschlechtlichen Vereinigung der Thiere nicht erfolgen kann.

Cyclops strenuus.

Ueber den Fortpflanzungszyklus von *Cyclops strenuus* kann ich nur so viel sagen, dass eiersacktragende Weibchen zwei Mal in der zweiten Hälfte des Mai gefunden wurden. Es entspricht diese Vermehrungsperiode den oben angeführten Erfahrungen früherer Beobachter, im Besonderen den Verhältnissen im oberen See von Arosa (1740 m), in welchem die Vermehrung der Hauptsache nach gleichfalls in den Mai zu fallen scheint.

Ich möchte hier noch die Bemerkung anknüpfen, dass *Cyclops strenuus* in der Freiburger Gegend auch in der Ebene seine Hauptvermehrungszeit Mitte Mai hat. Wenigstens fand ich ihn in einem Tümpel in den Altwassern des Rheins in zwei hinter einander folgenden Jahren in grosser Menge und lebhafter Fortpflanzung vor und zwar als Alleinherrscher¹. Schon in den letzten Tagen des Mai war aber kein geschlechtsreifes Thier mehr zu finden. Wie ich früher angab, zeigte dieser *Cyclops strenuus* die „beschleunigte und abgekürzte Ovogenese der halbpelagischen Copepoden“, die sich äusserlich schon darin zu erkennen giebt, dass bei Weibchen, welche Eiersäckchen mit Nauplien tragen, bereits der nächste Satz von Eiern im Hervorquellen begriffen sein kann.

Ausser *Cyclops strenuus* wurden an der Grenze zwischen dem littoralen und limnetischen Gebiet im März unter der Eisdecke eiersacktragende Weibchen einer zweiten *Cyclops*-Art, des *C. albidus* JUR., gefischt.

Es mögen zur Uebersicht hier noch die Fortspflanzungszeiten der vier limnetischen Titisee-Copepoden zusammengestellt werden, wobei die Hervorhebung durch fetten Druck den jeweiligen Höhepunkt der Vermehrung andeuten soll.

¹ Vgl. Zool. Jahrb. (Anat. Abth.) 1892 5. Bd. S. 231; Arch. f. mikr. An. 1893 41 Bd. S. 460; sowie F. ZSCHOKKE l. c. S. 151.

In dieser Tabelle kommen die beiden, im Text besonders hervorgehobenen Punkte zum Ausdruck, einmal die speziell für die *Diaptomus*-Arten bewiesene Monocyklie und zweitens das Alterniren der Fortpflanzungszeiten der beiden am nächsten verwandten Formen. Es wäre als ein drittes Hauptergebniss hinzuzufügen, dass der *Diaptomus laciniatus* eine kontinuierliche Entwicklung aufweist und im vollkommen differenzierten Stadium überwintert, während der *D. denticornis* höchstwahrscheinlich den Winter in einem embryonalen Dauerzustand verbringt.

Differenzirung der Art- und Geschlechtscharaktere.

Es wird dem mit den Verhältnissen vertrauten Leser aufgefallen sein, dass in der obigen Zusammenstellung die unreifen Jugendformen in bestimmter Weise bald der einen, bald der anderen *Diaptomus*-Art zugewiesen worden sind. Thatsächlich ist allerdings meines Wissens bis jetzt noch nicht der Versuch zu einer Frühdiagnose der Copepoden gemacht worden, vielmehr finden wir in den verschiedenen Planktonlisten immer wieder registriert, dass die Copepoden nur in unreifen Stadien auftraten und daher bedauerlicher Weise nicht zu bestimmen waren.

Es würde nun zunächst nahe liegen, eine Frühdiagnose auf Färbungsunterschiede zu gründen. Ich habe leider versäumt, regelmässig die Färbung der Titisee-Copepoden zu notiren und kann nur bezüglich der im August auftretenden, im Differenzirungsstadium stehenden Jugendformen von *Diaptomus laciniatus* angeben, dass die Enden der grossen Antennen röthlich-gelb gefärbt sind, und dass auch im Cephalotorax in unregelmässiger Menge der röthlich-gelbe Farbstoff gespeichert ist, während der ganze übrige Körper und alle Extremitäten eine lebhaft hellblaue Färbung zeigen. Bezüglich des jugendlichen *Diaptomus denticornis* fehlen mir Notizen.

Im Uebrigen würde aber eine Unterscheidung der Jugendformen nach der Färbung nur für ein einzelnes Seebecken, nicht aber für die Befunde in verschiedenen Gewässern Geltung haben können, da, wie SCHMEIL für die *Diaptomus*-Arten des Flachlandes angiebt, und wie dies auch für diejenigen des Gebirges Geltung zu haben scheint, die Färbung derselben Art, offenbar je nach der Nahrung, von Gewässer zu Gewässer wechselt, so dass rothe und blaue Farbe und volle Farblosigkeit sich ablösen können. Speziell für die eine im Titisee vorkommende Form, für *D. denticornis*, giebt BLANCHARD

an, dass in den französischen Alpen in nahe gelegenen Wasserbehältern die Färbung zwischen lebhaftem Karminroth und vollständiger Farblosigkeit schwanken kann¹.

Als ich zu dem in der Einleitung gedachten Zwecke die Untersuchung des Titisee-Materials aufnahm und zunächst das Stadium der geschlechtlichen Differenzirung ausfindig machen wollte, fiel mir auf, dass in dem betreffenden Stadium, das ich mit B bezeichnen will, und ebenso in dem vorhergehenden Stadium mit vier ausgebildeten Schwimmpfusspaaren und der Anlage des fünften (Stadium A IV) in den verschiedenen Proben beträchtliche Grössenunterschiede auftraten. Dieselben waren so auffällig und so konstant, dass ich

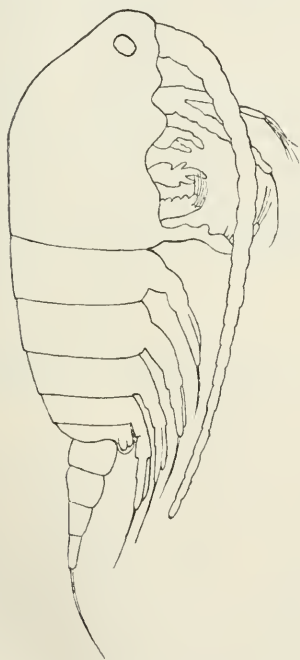


Fig. 3. Stadium A IV von
Diaptomus denticornis.

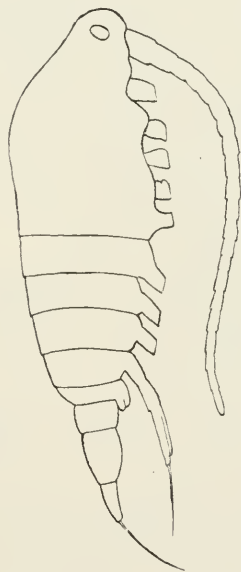


Fig. 4. Stadium A IV von
Diaptomus laciniatus.

erst von hier aus auf den Gedanken kam, ob nicht die zwei verschiedenen grossen Jugendformen zwei verschiedenen Arten zugehören, eine Vermuthung, die sehr bald in der Auffindung des *D. denticornis* ihre Bestätigung fand.

¹ Vgl. hierzu F. ZSCHOKKE l. c. S. 131.

Thatsächlich liegen die Verhältnisse so, dass die zu *D. laciniatus* sich entwickelnden Jugendformen im Stadium mit zwei vollständig ausgebildeten Schwimmfusspaaren (Stadium A II) etwa 0,5 mm, im folgenden Stadium mit drei ausgebildeten Schwimmfusspaaren und der Anlage des vierten (Stadium A III) durchschnittlich 0,6 mm, in dem oben erwähnten Stadium A IV 0,8—0,825 mm und im Anfang des Differenzierungsstadiums (Stadium B) 0,84—0,9 mm massen. Dagegen stellte sich heraus, dass die Jugendformen von *D. denticornis* im Stadium A IV 0,84—0,9 und im Anfang des Differenzierungsstadiums 1—1,4 mm massen (vergl. die durch Figur 3 und 4 dargestellten Stadien A IV der beiden Formen).

Diese ohne Weiteres dem Auge auffälligen Grössenunterschiede entsprechen den Grössenunterschieden der geschlechtsreifen Thiere. Die vollkommen geschlechtsreifen *D. laciniatus* des Titisees sind nach meinen Messungen 1,15—1,2 mm gross, beiläufig also, wie schon SCHMEIL bemerkt hat, beträchtlich kleiner als die den nordischen Gewässern entstammenden Thiere¹. Die in Fortpflanzung begriffenen Männchen von *Diaptomus denticornis* sind im Titisee 1,5—1,6, die eiersacktragenden Weibchen etwa 1,7 mm lang, d. h. gleichfalls wesentlich kleiner, als die von anderen Fundstätten bekannten Formen².

Nach dem Obigen war also eine absolut sichere Handhabe gegeben, um in den einzelnen Fängen die Zugehörigkeit der Jugendformen zu einer der beiden Arten zu bestimmen.

Es sei hier noch das Wichtigste bezüglich der geschlechtlichen Differenzirung in kurzer Zusammenfassung hinzugefügt.

Bei *Diaptomus laciniatus*, welche Form zur Grundlage der diesbezüglichen Untersuchungen gemacht wurde, vermehren sich schon im Stadium mit zwei Schwimmfusspaaren (Stadium A II) die beiden über dem Darm gelegenen Urogenitalzellen auf die Vierzahl. Während der Stadien mit drei und vier Schwimmfusspaaren (Stadium A III und A IV) findet eine weitere Vermehrung der Zellen statt, ohne dass bis jetzt eine geschlechtliche Verschiedenheit wahrgenommen werden kann. Die folgende Häutung führt zum Differenzierungsstadium (Stadium B), in welchem sofort die gleichzeitige Ent-

¹ Nach O. SCHMEIL, Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden, Nachtrag, Stuttgart 1898 S. 167, sind die Weibchen von *D. laciniatus* 1,2—2,2, die Männchen 1—1,6 mm lang.

² GIESBRECHT und SCHMEIL geben im „Thierreich“ für die Weibchen die Grösse von 2,5—3 mm, für die Männchen eine Länge von 2—2,5 mm an!

faltung der primären und sekundären Geschlechtscharaktere erfolgt: durch die paarige Anordnung der Ovidukte, durch die grossen in dieselben eintretenden Eizellen, durch die gleichartige Beschaffenheit der ersten Antennen, das frühzeitige Auftreten der Flügel des letzten Thoraxsegments, die Dreizahl der primären Abdominalsegmente, vor Allem aber durch die kurzen, gleichartigen Beine des 5-Paares sind die Weibchen (Fig. 5), durch die unpaare Ausbildung des Vas deferens, die rasche Vermehrung der

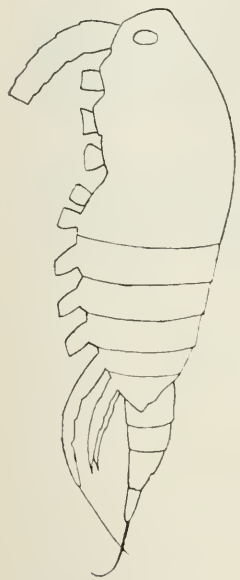


Fig. 5. Weibchen von *Diaptomus laciniatus* im Differenzierungsstadium (Stadium B).

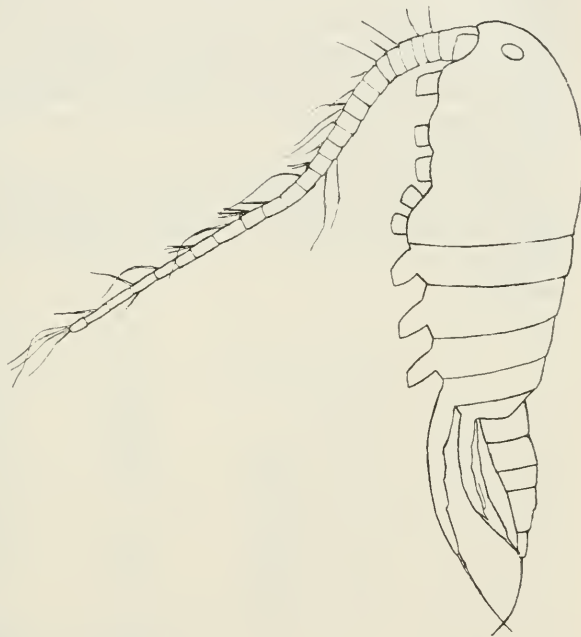


Fig. 6. Männchen von *Diaptomus laciniatus* im Differenzierungsstadium (Stadium B).

Ursamenzellen, durch die frühzeitig auftretende Verdickung und die noch vor der Gelenkdifferenzierung wahrnehmbare charakteristische Biegung der Greifantenne, durch die Vierzahl der fernrohrartig angeordneten Abdominalsegmente, besonders aber durch die Differenzierung des Greiffusses und seines zunächst in Gestalt eines kurzen Stachels sich darstellenden „Greifhakens“ sind die Männchen (Fig. 6) gekennzeichnet.

Es sei bezüglich der äusserlich hervortretenden Merkmale auf die beifolgende Skizze verwiesen. Hier möge nur nochmals auf den

in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht wichtigen Umstand hingewiesen werden, dass die Entfaltung der sekundären Geschlechtscharaktere genau zu gleicher Zeit wie die Differenzirung der Geschlechtsorgane ihren Anfang nimmt.

Geschlechtsverhältniss.

Mit Rücksicht auf den besonderen Zweck der Untersuchung habe ich bei der Sortirung des Materials von Anfang an auf das Geschlechtsverhältniss der vorliegenden Formen geachtet. Ich musste allerdings aus äusserlichen Gründen davon Abstand nehmen, mit sehr grossen, nach Tausenden zählenden Mengen zu rechnen. Immerhin ergaben auch die kleineren, in den Hunderten sich bewegenden Zahlen gewisse konstante Verhältnisse, aus welchen einige Schlüsse gezogen werden konnten.

Unter den geschlechtsreifen und beinahe geschlechtsreifen Heterocopen überwiegen in den Oberflächenschichten im grossen Ganzen die Weibchen, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht:

	♂	♀
22. VI.	23	41
23. VI.	14	15
29. VI.	23	19
6. VII.	25	14
26. VII.	47	101
6. VIII.	4	16
18. VIII.	22	33
19. VIII.	—	8
1. X.	38	37
	196	284

Das „Geschlechtsverhältniss“, d. h. die Zahl der Männchen berechnet auf 100 Weibchen, würde danach bei *Hetercope* 69 betragen.

Umgekehrt scheinen bei *Diaptomus denticornis* in der Hauptvermehrungszeit, wenigstens in den Oberflächenschichten, die Männchen zu überwiegen, wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht:

	♂	♀
6. VIII.	57	38
19. VIII.	86	53
	143	91

Die allerdings sehr kleinen Zahlen würden das Geschlechtsverhältniss 15/7 ergeben. Es tritt übrigens schon bei *D. denticornis* ein Verhältniss hervor, welches bei *D. laciniatus* noch deutlicher zum Vorschein kommt, nämlich die Erscheinung, dass die Geschlechter vor Erlangung der vollen Geschlechtsreife sehr ungleichmässig gemischt sind. So ergab z. B. eine Probe aus dem Fang No. 6 (22. VI.) 60 im Differenzierungsstadium stehende Weibchen und nur zwei entsprechend alte Männchen.

Sehr wechselnde, wenn auch in mancher Hinsicht nicht unregelmässige Verhältnisse ergaben sich bei *Diaptomus laciniatus*. In der Hauptvermehrungszeit im Mai kamen auf 150 ♀ 85 ♂, d. h. das Geschlechtsverhältniss betrug, so weit die kleinen Zahlen die Aufstellung desselben erlauben, ungefähr 5/7. Ein Uebergewicht der Weibchen trat als ganz regelmässige Erscheinung auch in der im Sommer heranwachsenden Brut hervor: der Fang No. 10 (26. VII.) wies „überwiegend“ Weibchen auf, im Fang No. 11 (6. VIII.) kam auf etwa 150 ♀ nur 1 ♂, in No. 13 (19. VIII.) auf 114 ♀ nur 7 ♂. Im Herbst beginnt dieses Verhältniss unregelmässig zu werden. In No. 14 (1. X.) befinden sich ungefähr gleichviel Weibchen und Männchen, in No. 15 (17. X.) überwiegen die jungen Männchen: auf 73 ♀ kommen 90 ♂, in No. 16 (2. XI.) sind die Geschlechter in den unreifen Stadien wieder in annähernd gleicher Zahl vorhanden, unter den erwachsenen Thieren überwiegen die Weibchen, in No. 17 (21. XI.) überwiegen abermals die Weibchen, in No. 1 (12. I.) und 2 (25. III.) dagegen, also in den beiden unter der Eisdecke gemachten Fängen, treten die Männchen mit grosser Majorität in den Vordergrund.

Hält man diese Befunde zusammen mit der von APSTEIN¹ gemachten Beobachtung, dass die Männchen von *Diaptomus* die tieferen Schichten bevorzugen, so könnte man ungefähr zu folgender Anschauung gelangen:

Wie aus dem Verhältniss der Geschlechter zur Zeit ihrer Vereinigung, also in der Hauptvermehrungsperiode hervorgeht, dürfte bei *D. laciniatus*, ebenso wie bei *Hetercope*, im Allgemeinen das weibliche Geschlecht überwiegen. Für *D. laciniatus* stellte sich als Geschlechtsverhältniss 5/7, bei *Hetercope* 6/9 heraus.

Es kann vielleicht weiter gesagt werden, dass die Weibchen mehr gleichmässiger in den verschiedenen Schichten vertheilt

¹ Vgl. C. APSTEIN, Das Süsswasserplankton, Kiel und Leipzig 1896.

sind, während die Männchen, als die sensitiveren, speziell wohl auch gegen Licht oder Wärme empfindlicheren Individuen mehr eine bestimmte, je nach den Licht- und Wärmeverhältnissen tiefere oder höhere Schicht, also ein bestimmtes Optimum einhalten. Mit dieser Annahme würde sehr gut die Thatsache übereinstimmen, dass an den klaren, heissen Sommertagen, an denen wir unsere Exkursionen auszuführen pflegten, die jungen Männchen in den Oberflächenschichten fast ganz fehlen, während sie umgekehrt im Winter dicht unter der Eisdecke besonders reichlich auftreten.

Ich kann diese Vermuthungen zur Zeit nicht weiter verfolgen, jedenfalls scheinen aber meine Beobachtungen darauf hinzuweisen, dass die männlichen Individuen nicht zu allen Zeiten und in allen Schichten gleichmässig mit den Weibchen gemischt sind, sondern, vermuthlich unter dem Einflusse der Licht- oder Wärmeverhältnisse, vertikale, der Durcheinandermischung der Artgenossen zu Gute kommende Bewegungen ausführen.

Anhang: Fang-Verzeichniss.

(Die in eckige Klammern eingefügten Angaben sind Tagebuch-Notizen entnommen.
Für alle anderen lagen Material-Proben vor.)

1. 12. Januar (1901). Unter der Eisdecke (17 cm dick) in 1 Meter Tiefe gefischt (Seetiefe 3—4 m). 11—1 Uhr Vorm.

Diaptomus. Die Hauptmasse der Copepoden (74 %) bilden ausgewachsene und vollständig differenzirte Männchen von *D. laciniatus*, sowie Männchen im fortgeschrittenen Differenzierungsstadium (Stadium B) kurz vor der letzten Häutung (10 %). Dazu kommen ausgewachsene Weibchen von *D. laciniatus* (8 %).

Hetercope. Fehlt.

Cyclops. Jugendliche Exemplare von *C. strenuus* bilden 8 % der Copepodenmasse.

(*Cladoceren* fehlen vollständig.)

2. 25. März (1901). Unter der Eisdecke (20—30 cm dick) in 15 und 40 Meter Entfernung vom Ufer (Seetiefe 1½ und 5 m) gefischt. 4—6 Uhr Nachm.

Diaptomus. Die Hauptmasse der Copepoden bilden im zweiten Eisloche, hauptsächlich in 1½—2 m Tiefe, vollständig differenzirte *Diaptomus laciniatus*. Auf 100 ♂ kommen 15 ♀, die

meisten mit 1—2, seltener 3 Spermatophoren, 1 Exemplar mit Eisack. Ausserdem zahlreiche Nauplien (zu *D. denticornis* gehörig?).

Heterocope. Fehlt.

Cyclops. Im ersten Eisloch in etwa 1 m Tiefe mehrere Weibchen mit Eisäcken gefischt, welche in den meisten Merkmalen (ganzrandige Beschaffenheit der hyalinen Membran des letzten Segments der ersten Antennen u. A.) mit *C. albidus* JUR. übereinstimmen, in einigen dagegen (Eiballen nur wenig divergirend u. A.) an *C. fuscus* JUR. erinnern und vielleicht zu einer der von SCHMEIL (Deutschlands freileb. Süßw.-Cop., I. Th., Kassel 1892, S. 132 ff.) erwähnten Zwischenformen gehören.

(*Bosmina* in grosser Menge im zweiten Eisloch.)

3. 21. Mai (1892). Abends 4—5 Uhr. Wellengang. Etwa 8° C.

Diaptomus laciniatus massenhaft, in lebhaftester Fortpflanzung. Nur erwachsene Individuen. Auf 150 ♀ kommen 85 ♂. Beinahe die Hälfte aller Weibchen mit Eisäcken (meist mit 6 Eiern), sowie mit 1—6 Spermatophoren.

Diaptomus denticornis. Fehlt.

Heterocope. Fehlt.

Cyclops strenuus. Wenige Weibchen mit und ohne Eisäcken.

(*Daphnia* und *Bosmina* in Sommereibildung, an Masse jedoch bedeutend hinter *Diaptomus* zurücktretend.)

4. 25. Mai (1895). Regen.

Cyclops strenuus in Fortpflanzung.]

5. 20. Juni (1896). Leichter Landregen.

In der oberflächlichen, sehr warmen Schicht „massenhaft“ *Heterocope*.

Ausserdem als Hauptvorkommnisse: *Daphnia*. *Floscularia mutabilis*.]

6. 22. Juni (1895).

Diaptomus. Die Hauptmasse bilden junge, zu *D. denticornis* gehörige, vorzugsweise in Stad. A IV stehende Individuen und Weibchen im Stadium B. Auf 60 Ind. im Stad. A IV und ebensoviel Weibchen im Stad. B kamen: 2 *denticornis*-Männchen im Stad. B, 1 erwachsenes *denticornis*-Männchen, 3 erwachsene *denticornis*-Weibchen, 12 erwachsene *laciniatus*-Weibchen (darunter 2 mit je 2 Eiern, auf welchen Bacillariaceen sitzen).

Heterocope. In verhältnissmässig sehr grosser Anzahl. Auf 23 beinahe und ganz erwachsene Männchen kamen 41 ebensolche Weibchen (darunter 2 mit Samenballen).

Cyclops. Fehlt vollständig.

(Die Hauptmenge der Daphniden bilden: *Holopedium*-Weibchen mit 1—2 Embryonen. *Daphnia*-Weibchen sparsam, aber mit verhältnissmässig viel [2—3] Embryonen. *Bosmina* fehlt.)

7. 23. Juni (1900).

Diaptomus laciniatus in grosser Zahl, aber ausser Fortpflanzung. Auf 120 Weibchen ohne Eisack und Spermatophoren kommen 3 ♂, 4 ♀ mit einem Ei, 4 ♀ mit 1 Spermatophore.

Diaptomus denticornis. Von Stadium A IV an aufwärts bis zu beinahe erwachsenen Individuen. Auf 120 *laciniatus*-♀ kommen 30 beinahe erwachsene *denticornis*-♀ und 3 beinahe erwachsene *denticornis*-♂.

Heterocope. In mässiger Zahl beinahe und ganz ausgewachsene Individuen. Auf 14 ♂ kommen 15 ♀.

Cyclops strenuus. In mässiger Anzahl in verschiedenen Altersstufen, darunter erwachsene Individuen mit dichtem Algenbesatz.

(*Daphnia longispina* zahlreich, einzelne ♀ mit einem Embryo. *Bosmina* spärlich.)

8. 29. Juni (1894).

In dem spärlichen (und schlecht konservirten) Material finden sich ausser einzelnen *D. laciniatus*-Weibchen hauptsächlich erwachsene und jüngere *Heterocopen* (auf 23 ♂ 19 ♀).

9. 6. Juli (1896). $\frac{3}{4}$ Meter Tiefe.

Diaptomus laciniatus. Zahlreiche ♀, ein Exemplar mit einem Ei.

Diaptomus denticornis. Die Hauptmasse der Copepoden bilden Jugendformen, die ich hauptsächlich wegen der Grösse des Stadiums A IV zu *D. denticornis* rechnen muss. Wenige ausgewachsene *denticornis*-♀.

Heterocope. In der gesammten Probe 25 ausgewachsene und beinahe ausgewachsene ♂, 14 ausgewachsene und beinahe ausgewachsene ♀ (darunter 2 mit Samenballen und Spermatophoren).

Cyclops strenuus. Scheint zu fehlen.

(Hauptmasse der Daphniden bilden *Daphnia longispina*, darunter einzelne mit Embryonen. Spärliche *Bosmina*. *Holopedium* tritt erstmals auf.)

10. 26. Juli (1892).

Diaptomus. Hauptmasse: Stadium B, zu *D. laciniatus* gehörig, überwiegend ♀; ganz vereinzelt erwachsene Männchen von *D. denticornis*.

Hetercope. In einer Probe 47 erwachsene ♂ und 101 erwachsene ♀, darunter zahlreiche mit Spermaaballen.

Cyclops strenuus. Scheint zu fehlen.

(Einzelne *Daphnia*; sehr zahlreiche *Holopedium*; zahlreiche junge und ausgewachsene *Bosmina*.)

11. 6. August (1900).

Diaptomus laciniatus. Zahllose Junge im Stad. B (auf 150 ♀ nur 1 ♂).

Diaptomus denticornis. Erwachsene ♀ 38 (darunter 10 mit Eisack); erwachsene ♂ 57.

Hetercope. Erwachsene ♂ 4; erwachsene ♀ 16 (darunter mehrere mit Ei).

Cyclops. Fehlt.

(Ungeheure Massen von *Daphnia ad.* (stets nur mit 1 Embryo); zahlreiche junge und erwachsene *Bosmina*.)

12. 18. August (1898). Heisses, klares Wetter. Plankton erst von 1 m Tiefe an reichlicher.

Diaptomus. Die Hauptmasse bilden junge, im Differenzierungsstadium stehende Individuen von *D. laciniatus*. Einige wenige erwachsene *D. denticornis*.

Hetercope in 1 m Tiefe ziemlich zahlreich (auf 22 ♂ kommen 33 ♀, theilweise mit Spermaaballen).

(*Daphnia* in lebhafter Fortpflanzung.)

13. 19. August (1900).

Diaptomus laciniatus. Junge Stadien, Metanauplien, Stadium A II—A IV, sowie B bilden die Hauptmasse des Planktons. Im Stadium B kamen auf 114 ♀ nur 7 ♂.

Diaptomus denticornis. Ziemlich lebhafte Vermehrung. Auf 86 erwachsene ♂ kommen 53 erwachsene ♀, davon 18 mit Eisack.

Hetercope. Auf 140 erwachsene *D. denticornis* kommen 8 erwachsene *H.*-Weibchen, darunter einige mit Samenballen.

Cyclops strenuus. Sparsam durch Jugendformen vertreten. (*Daphnia* und *Bosmina* in lebhafter Fortpflanzung. Embryonenzahl bei *Daphnia* meistens 1, nur bei einzelnen grossen Exemplaren 2, bei *Bosmina* in der Regel 2.)

14. 1. Oktober (1898). Trüb, kühl.

Diaptomus. Die Hauptmenge bilden junge Individuen im fortgeschrittenen Differenzierungsstadium B, ungefähr gleich viel Männchen und Weibchen, zweifellos zu *D. laciniatus* gehörig. Bereits treten einzelne erwachsene *Diaptomus laciniatus*-♀ auf. Andererseits sind noch einige Nachzügler von *Diaptomus denticornis*, erwachsene Männchen und Weibchen, vorhanden.

Heterocope. Zahlreiche in Fortpflanzung begriffene Individuen an der Oberfläche (auf 38 ♂ kamen 37 ♀, theilweise mit Samenballen).

Cyclops strenuus. In mässiger Anzahl.

(*Daphnia* im Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung. Von *Bosmina* hauptsächlich jüngere Exemplare. Daneben mehrfach ♀ mit 1 Embryo.)

15. 17. Oktober (1894). 5—5½ Uhr Nachm.

Diaptomus. Die Hauptmenge bilden jugendliche Individuen von *D. laciniatus* im älteren Differenzierungsstadium, etwas mehr ♂ als ♀ (90 ♂ auf 73 ♀). Einzelne erwachsene *D. laciniatus*, Männchen und Weibchen, treten auf (auf obige Zahl kommen 9 ♂ und 6 ♀). *Diaptomus denticornis* befindet sich immer noch in geschlechtlicher Fortpflanzung (auf obige Zahlen kommen 18 erwachsene ♂ und 4 erwachsene ♀, darunter 3 mit 6 Eiern.)

Heterocope. Einzelne erwachsene Weibchen (1 Ind. mit Samenballen), sehr wenig erwachsene ♂.

Cyclops. In ziemlicher Zahl und in allen Grössen. Auf obige Zahlen kommen 45 verschieden grosse Individuen.

(*Daphnia* in ziemlicher Anzahl, vielfach mit einem Embryo. Keine Männchen. *Bosmina* spärlich, die grösseren ♀ mit einem Embryo. *Holopedium* spärlich, mit 2—4 anscheinend hartschaaligen Eiern.)

16. 2. November (1895). 9—10 Uhr Vorm.

Diaptomus. Die Hauptmasse der Copepoden (70 %) bildet *D. laciniatus* im Differenzierungsstadium (auf 64 ♀ kommen 62 ♂). Bereits treten auch zahlreiche erwachsene *D. laciniatus*-Weibchen

(15 %) und -Männchen (6 %) auf. Sehr sparsam sind erwachsene *D. denticornis*-Weibchen und -Männchen, erstere vereinzelt noch mit Eisack (zusammen machen sie 3 % aus).

Hetercope. Fehlt.

Cyclops in geringer Zahl (etwa 6 % aller Copepoden), darunter verhältnissmässig viel jugendliche Exemplare.

(*Daphnia* sparsam: grosse Weibchen in Sommereibildung (1 Embryo) und vereinzelt Männchen. *Bosmina* sehr spärlich: Weibchen mit 1—2 Eiern oder Embryonen.)

17. 21. November (1891).

Diaptomus. Die Hauptmasse der Copepoden (65%) bilden beinahe oder ganz erwachsene *D. laciniatus*: 10 % im fortgeschrittenen Differenzierungsstadium, offenbar unmittelbar vor der letzten Häutung, 39 % ausgewachsene ♀, 16 % ausgewachsene ♂. Dazu kommen einzelne wenige (2 %) ausgewachsene *denticornis*-♂ und -♀.

Hetercope. Fehlt.

Cyclops in verschiedenen Altersstufen bilden 33 % der Copepoden. Einzelne ausgewachsene Männchen.

(*Daphnia*-♀ sehr sparsam. Einzelne *Bosmina*-♀ mit einem Embryo.)

Freiburg i. Br., Ostern 1901.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Haecker (Häcker) Valentin

Artikel/Article: [Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees. 1-33](#)